

УДК 631.461.5

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО СИМБИОТИЧЕСКОЙ АЗОТФИКСАЦИИ

Г. С. ПОСЫПАНОВ
(Кафедра растениеводства)

В статье систематизированы сведения по биологической азотфиксации и определены наиболее перспективные направления дальнейших исследований по данной проблеме.

Симбиотическая азотфиксация и проблемы растениеводства

Теоретическую и народнохозяйственную значимость биологической фиксации азота воздуха трудно переоценить. Ее роль определяется рядом аспектов. Во-первых, она может быть использована при решении проблемы растительного белка, поскольку установлено, что белковая продуктивность культур, способных к симбиотической азотфиксации при благоприятных условиях симбиоза, во много раз выше, чем у растений, не обладающих таким свойством [18].

Во-вторых, продукция указанных культур обладает высокими пищевыми и кормовыми качествами, безвредна для человека и животных, чего нельзя сказать о продукции растений, содержание белка в которой пытаются увеличить за счет обильного удобрения посевов азотом. В этом случае происходит накопление в вегетативной массе нитратов, резко снижается качество урожая. Корма и продукты питания с повышенным содержанием нитратов — нитритов вызывают болезни обмена веществ, опорно-двигательной и нервной системы, генеративных органов и генетические нарушения, а также стимулируют развитие онкологических заболеваний различных органов [6, 13, 14].

В-третьих, более широкое использование в растениеводстве биологической фиксации азота воздуха в определенной степени может ослабить «давление» человека на окружающую среду. Дело в том, что обеспечить высокую белковую продуктивность культур, не способных к симбиотической азотфиксации, можно лишь путем применения больших норм минерального азота, часть которых в виде окислов попадает в грунтовые воды и водоемы. Окислы, поступаая с водой в организм человека,

превращаются в нитрозосоединения, которые могут вызывать злокачественные опухоли спустя месяцы и даже годы [6, 23]. Вместе с тем даже при самом высоком сборе белка бобовых культур с гектара (более 50 ц) за счет симбиотически фиксированного азота воздуха эта опасность исключается [18].

В-четвертых, симбиотическая фиксация азота воздуха обеспечивает главное условие энергосберегающих технологий в растениеводстве — экономию ископаемой энергии на единицу продукции и снижение ее себестоимости. Насколько энергетически выгодно получать растительный белок за счет симбиотически фиксированного азота воздуха, говорят такие цифры: при интенсивном растениеводстве на 1 кДж белка злаковых трав сейчас затрачивается 4 кДж ископаемой энергии, а белка люцерны — только 1 кДж [21]. Известно, что фиксация азота воздуха — весьма энергоемкий процесс. На техническую фиксацию 1 т азота затрачивается около 38 млн. кДж (на 1 моль — 942 кДж) ископаемой энергии, что эквивалентно более 1 т нефти. Симбиотическая фиксация идет за счет энергии солнца, аккумулированной в процессе фотосинтеза. Установлено, что интенсивность фотосинтеза листьев возрастает по мере активизации симбиоза [18], расход углеводов на азотфиксацию компенсируется лучшим использованием солнечной радиации, в результате чего урожай не снижается.

Затраты на производство белка, полученного с участием симбиотически фиксированного азота, меньше на величину стоимости азотных удобрений и их применения.

В-пятых, посевы бобовых культур, активно фиксирующих азот воздуха, способствуют решению проблемы сохранения и даже расширенного воспроизводства естественного плодородия почвы. Высокоурожайные чистые посевы клевера лугового и люцерны изменчивой в Нечерноземной зоне, по нашим данным, оставляют в почве с корневыми и пожнивными остатками 80—100 кг азота на 1 га, т. е. больше, чем выносят его из почвы за вегетацию [3]. Этого азота достаточно для получения суммарной прибавки урожая зерна 15—20 т/га за время последствия органических остатков (за 2—3 года) в посевах зерновых. Таким образом, симбиотическая фиксация азота воздуха не только обеспечивает высокую белковую продуктивность бобовых культур, но и увеличивает урожай последующей культуры в севообороте, способствует сохранению плодородия почвы.

В то же время средние урожаи зерновых бобовых культур и многолетних бобовых трав в нашей стране и на большей части площадей в других странах остаются низкими: зерновых бобовых — 13—15 ц семян, многолетних бобовых трав — 24—27 ц сена с 1 га [19]. Чаще всего фактором, лимитирующим уровень урожая, является недостаток азота [24].

Фактические и возможные объемы фиксации азота

Каковы фактические объемы симбиотической азотфиксации в нашей стране и какова возможность увеличения производства белка за счет биологического азота? Согласно ранее проведенным расчетам [10, 11, 20], симбиотическая фиксация посевами бобовых культур в СССР в среднем должна составлять 70—90 кг азота на 1 га, или около 2,3 млн. т на всей площади их посевов (28,8 млн. га); несимбиотическая азотфиксация на всей пашне СССР (228 млн. га) — соответственно 15—18 кг и 3,4—4,1 млн. т.

Эти данные, как нам представляется, требуют уточнения.

Во-первых, приняты завышенные нормы симбиотической азотфиксации. При средних урожаях семян зерновых бобовых культур 15 ц/га [4] общее потребление азота посевами из всех источников составляет не более 85 кг/га. Естественное плодородие дерново-подзолистых почв способно обеспечить урожаи зерновых бобовых культур 12—15 ц/га, а черноземы — 18—25 ц/га [16], т. е. растения могут усвоить соответ-

Фактические и возможные размеры симбиотической фиксации азота воздуха бобовыми культурами

Группа культур	1985 г.			1995 г.			Потенциальные		
	площадь, млн. га	урожайность, ц/га	N воздуха, тыс. т	площадь, млн. га	урожайность, ц/га	N воздуха, тыс. т	площадь, млн. га	урожайность, ц/га	N воздуха, тыс. т
Зерновые бобовые с соей	6,2	14,4*	149	10	20*	920	20	30*	3000
Многолетние бобовые травы	16,9	27,4**	304	23	63	2580	30	83	4930
Однолетние кормовые бобово-злаковые травосмеси	5,8	19	58	3	30	150	3	50	270
Травосмеси естественных кормовых угодий	60	5,7	20	60	12	240	60	20	420
Все группы***	—	—	531 (5)	—	—	4050 (26)	—	—	9920

* Урожайность семян, у остальных групп культур — сено.

** В смеси со злаками.

** В скобках — доля в азотном балансе по стране, %.

венно 42—53 и 65—90 кг азота с 1 га без симбиотической азотфиксации и минеральных удобрений. То, что такое количество азота используется посевами из почвы, свидетельствует о снижении ее плодородия, запасов азота [16]. Даже если не принимать во внимание вносимые под эти культуры азотные удобрения, на долю всей биологической (симбиотической и несимбиотической) азотфиксации остается в среднем 10—38 кг/га, что значительно меньше, чем принято в расчетах. Площадь под зерновыми бобовыми культурами составляет 5—6 млн. га, а значит, фактический средний объем симбиотической азотфиксации этой группой культур существенно меньше приведенного в расчетах. Сравнительно низкая средняя симбиотическая азотфиксация объясняется тем, что в ряде зон страны нередко зерновые бобовые вообще не вступают в симбиоз с ризобиями или активность симбиоза бывает крайне слабой из-за неблагоприятно складывающихся экологических условий [15, 18].

Средние сборы сена многолетних бобовых трав и их смесей со злаковыми культурами, занимающих площади около 15 млн. га, также невелики — 25—27 ц/га. Для формирования этого урожая общее потребление азота посевом из всех источников составляет 68 кг. С учетом того, что посеvy используют азот почвы (в среднем около 50 кг/га) и минеральных удобрений (весенние и поукосные подкормки многолетних трав), на биологическую фиксацию остается не более 20 кг/га, по крайней мере, намного меньше приятного в расчетах количества — 70—90 кг/га.

Чистые и смешанные посеvy однолетних бобовых культур в СССР занимали в 1985 г. 5,8 млн. га при средней урожайности (в переводе на сено) 19 ц/га. Эти посеvy потребляют в среднем 46 кг азота на 1 га. Используя тот же метод расчета, можно убедиться, что вклад биологического азота в формирование их урожая еще ниже, чем многолетних бобовых трав и зерновых бобовых культур.

Во-вторых, приняты завышенные данные несимбиотической азотфиксации. Это видно из приведенных выше расчетов. Кроме того Гс урожаем сена травосмесей естественных кормовых угодий (5,7 ц/га) отчуждается в среднем по 8 кг азота с 1 га, т. е. общее потребление фитосенцом этого элемента из всех источников меньше, чем принятая несимбиотическая азотфиксация.

С учетом изложенного мы предприняли попытку рассчитать симбиотическую фиксацию азота воздуха бобовыми культурами, для чего использовали данные ЦСУ СССР [26] о площадях посевов и урожайно-

сти зерновых бобовых культур, многолетних и однолетних бобовых трав в чистых посевах и травосмесях. В расчетах учитывали среднее потребление азота урожаем (данные приведены выше), средний уровень естественного плодородия почв и среднюю азотфиксацию группой культур. В результате получили, что симбиотическая азотфиксация составляет 531 тыс. т азота в год, или 5 % общего потребления этого элемента всеми культурами, включая естественные кормовые угодья.

Более точный расчет вклада биологического азота в азотный баланс по стране можно провести, зная фактически средние объемы симбиотической и ассоциативной азотфиксации различными группами культур в каждой почвенно-климатической зоне. К сожалению, такие данные пока отсутствуют.

В Продовольственной программе СССР, принятой на майском (1982 г.) Пленуме ЦК КПСС, поставлены задачи — решить проблему растительного белка, увеличить площади посевов бобовых трав, производить 18—20 млн. т семян зерновых бобовых культур к 1990 г.

Расширение площадей посева зерновых бобовых культур до 10 млн. га и повышение их урожайности до 20 ц/га позволит увеличить симбиотическую азотфиксацию этой группой культур в 7 раз (таблица). При соответствующем росте посевных площадей, занятых другими бобовыми культурами, и вполне реальном повышении их урожайности уже в 1995 г. в биологический круговорот нашей страны может быть вовлечено более 4 млн. т азота воздуха и за этот счет получено более 25 млн. т полноценного растительного белка. Следует сказать, что в расчеты на перспективу взяты не слишком высокие урожаи. Известно, что уже сейчас в Центральном районе Нечерноземной зоны получают по 25—35 ц семян зерновых бобовых культур с 1 га, сена люцерны до 150 ц и клевера лугового более 120 ц/га [3], южнее этой зоны потенциальные урожаи еще выше.

Проведенные расчеты дают основание полагать, что в обозримом будущем за счет симбиотической азотфиксации в нашей стране в биологический круговорот может быть вовлечено более 15 млн. т азота воздуха, что по белковой продуктивности эквивалентно экономии 90 млн. т аммиачной селитры. Это в несколько раз больше, чем производит сейчас минерального азота вся азотно-туковая промышленность страны [5]. Существенный вклад в биологическую азотфиксацию могут внести актиноризный симбиоз [1] и свободноживущие diaзотрофы [12, 25].

Как реализовать эти огромные потенциальные возможности биологической азотфиксации, как поставить их на службу человеку?

Наибольший практический интерес представляет бобоворизобиальный симбиоз, продуктивность которого достигает в средней полосе России 300—400 кг, а в южных районах с более длительным вегетационным периодом — 500—600 кг азота воздуха на 1 га [2, 17]. В отличие от фиксации азота свободноживущими diaзотрофами, которые используют энергию органического вещества почвы и экссудатов растений, являющихся весьма ограниченным источником, симбиотическая азотфиксация осуществляется за счет энергии солнца, аккумулированной растениями, т. е. за счет неисчерпаемого источника.

Задача состоит в том, чтобы выявить условия максимальной активности бобоворизобиального симбиоза для каждой группы культур, каждой культуры, в каждой почвенно-климатической зоне и по возможности создать эти условия с помощью агротехнических приемов.

Направления поиска

Ровно 100 лет прошло после выхода в свет первой работы Г. Гельригеля по вопросам симбиотической азотфиксации [8]. За этот период в мире опубликованы многие тысячи работ, освещающие разные аспекты данной проблемы. Особенно интенсивно исследуются они в последние 15—20 лет. Обширная сводка литературы сделана в ряде монографий [7, 8, 9].

Можно выделить следующие главные направления изучения симбиотической азотфиксации в нашей стране и за рубежом:

1. Оптимизация параметров основных факторов среды для реализации потенциальной азотфиксирующей активности бобоворизобияльного симбиоза.
2. Создание специфичных вирулентных активных экологически приспособленных штаммов клубеньковых бактерий и разработка приемов их применения.
3. Селекция бобовых культур на повышенную симбиотическую активность.
4. Изучение потенциальных возможностей актиноризного симбиоза, разработка приемов его активизации и создание новых симбиотических систем.
5. Раскрытие механизма биологической азотфиксации и моделирование этого процесса для разработки технического аналога восстановления азота воздуха.

Первое направление охватывает наиболее широкий круг исследований. Это объясняется, во-первых, его многогранностью, во-вторых, более очевидной результативностью опытов. Направление включает 5 основных разделов.

1. Разработка критерия активности симбиотической азотфиксации. Чаще всего за данный критерий принимают количество и массу клубеньков. Однако они отражают лишь размеры симбиотического аппарата в определенный момент, но не количество фиксированного азота воздуха.

Определение количества азота по величине активного симбиотического потенциала и удельной активности симбиоза — достаточно трудоемкий процесс, хотя и имеет ряд преимуществ перед другими методами [18].

Ацетиленовый метод определения нитрогеназной активности наиболее распространен в настоящее время, однако он дает косвенные показатели и пригоден только для научно-исследовательских учреждений, имеющих соответствующее оборудование.

Необходимы дальнейшие поиски прямого, более простого, точного и не менее эффективного метода определения симбиотической и ассоциативной азотфиксации в полевых условиях. Особенно важны доступные критерии активности симбиоза для селекции макро- и микросимбионтов на повышенную симбиотическую активность.

2. Изучение влияния условий минерального питания на активность симбиоза. Этому вопросу посвящено огромное количество исследований, проводимых в контролируемых и полевых условиях различных почвенно-климатических зон с разными бобовыми культурами.

Наибольшее внимание уделяется уровню реакции почвенного раствора (рН), обеспеченности макроэлементами — фосфором, калием, кальцием, магнием, серой, натрием, хлором и особенно минеральными формами азота, а также микроэлементами — бором, молибденом, кобальтом, медью, марганцем и др.

К сожалению, анализ данных большинства работ весьма затруднителен, поскольку в них отсутствуют сведения о содержании того или иного из указанных выше элементов питания в почве и об уровне обеспеченности симбионтов другими факторами жизни. Например, одна группа исследователей утверждает, что внесение борных удобрений увеличивает симбиотический аппарат и накопление растениями азота из воздуха, а другая не находит положительного эффекта от применения этих удобрений. Причиной последнего может быть или повышенное содержание бора в почве, или неблагоприятные параметры какого-то другого важного фактора среды. И тот и другой вывод верен только для конкретного поля, конкретной культуры, конкретных условий выращивания.

Аналогичные противоречивые результаты имеются и по другим элементам питания.

Особенно противоречивы данные о влиянии минеральных форм азота на симбиотические отношения и активность азотфиксации. Главной причиной этого, как нам представляется, могут быть методические неточности постановки полевого опыта и неполное извлечение информации из результатов исследований.

Задача состоит в том, чтобы определить оптимальные параметры каждого из основных факторов среды для каждой культуры с учетом экологических условий. При определении оптимальных параметров одного фактора другие факторы должны находиться в оптимуме для максимальной симбиотической активности.

3. Роль климатических факторов во взаимоотношениях симбионтов. Здесь в первую очередь изучается влияние температуры, влажности почвы и воздуха, напряженности инсоляции, скорости движения воздушных масс.

Поскольку большинство исследований проведены в зоне умеренного климата с культурами и штаммами, приспособленными к этим экологическим условиям, сделан вывод, что оптимальной для симбиоза температурой является 18—26°C, а влажность почвы — 60—80 % ППВ [9]. Однако даже за Полярным кругом в воркутинской тундре (по нашим наблюдениям) при температуре немного выше нуля бобовые культуры — копеечник арктический, астрагал субарктический, клевер люпинолистный и др. — формируют активный симбиотический аппарат. В Узбекистане и Таджикистане при температуре воздуха 45°C соя, нут и маш в наших опытах активно фиксировали азот воздуха, а горох не формировал клубеньки. Определяющим условием интенсивности симбиоза в этих случаях является генотип сорта и экологически приспособленный штамм микросимбионта.

Задача состоит в том, чтобы в целях достижения максимальной симбиотической азотфиксации в каждой почвенно-климатической зоне подобрать соответствующую культуру, сорт и штамм клубеньковых бактерий.

4. Выявление взаимосвязи симбиотической азотфиксации с другими физиологическими процессами в растении. Установлена связь обеспеченности растений фотоассимилятами с массой клубеньков и количеством фиксированного азота воздуха. В этих опытах применялись затенение растений, удаление части листьев, изменение концентрации углекислого газа. Изучено влияние перераспределения ассимилятов при удалении плодов на активность фиксации азота воздуха. Нами установлено, что при произрастании в одинаковых условиях у растений с большим симбиотическим аппаратом выше интенсивность фотосинтеза и дыхания, чем у растений с меньшим симбиотическим аппаратом [18]. Этот факт, по-видимому, можно успешно использовать в полевых условиях и в процессе селекции бобовых культур на повышенную симбиотическую активность.

Много работ посвящено роли леггемоглобина в симбиотической азотфиксации, ферментативным системам нитрогеназы и нитратредуктазы, расшифровке их биохимического состава, связи их активности с интенсивностью азотфиксации. Дальнейшие исследования в этих направлениях должны иметь практические выходы. Изучена связь микроструктуры клубенька и эндофита с активностью симбиоза [1].

Наиболее результативными в этом разделе, на наш взгляд, будут исследования взаимосвязи фотосинтетической и симбиотической деятельности растений.

5. Распределение фиксированного азота воздуха по органам растений. Знание распределения азота необходимо для определения эффективности бобовой культуры как предшественника, ее роли в сохранении и расширенном воспроизводстве плодородия почвы.

Принято считать, что все бобовые обогащают почву азотом. Однако данные последних лет, полученные с использованием современных методов, не подтверждают этого мнения [18, 24].

Однолетние бобовые культуры к началу налива семян накапливают много азота в вегетативной массе, в том числе и в корневой системе, содержание азота в которой доходит до 2—2,5 % абсолютно сухого вещества. В период налива семян происходит перераспределение азота из вегетативных органов в генеративные. К фазе полной спелости семян содержание азота в стеблях и корнях снижается в 2—3 раза по сравнению с максимальным в онтогенезе и доходит до 0,9—0,7 %, т. е. становится практически таким же, как у небобовых однолетних культур. Количество азота в корневых и пожнивных остатках в эту фазу составляет 7—15 кг/га. Однако с вегетативным и генеративным опадом (листья, отмершие корни, недоразвитые бобы и цветы) за вторую половину вегетации в почве останется 30—40 кг азота на 1 га.

Как показали исследования Е. П. Трепачева [24], при одинаковой продолжительности вегетационного периода растения различных семейств потребляют из почвы одинаковое количество азота. На среднеплодородных почвах, где можно получить 30—40 ц семян зерновых бобовых культур с 1 га, посев усваивает из почвы около 100—120 кг азота с 1 га, что значительно больше, чем он оставляет с опадом, корневыми и пожнивными остатками — 50—55 кг/га.

Однако с опадом злаковых зерновых культур азота остается в 1,5—2 раза меньше. Кроме того, пожнивные остатки бобовых благодаря лучшему фракционному и аминокислотному составу белков быстрее минерализуются. В результате бобовые культуры как предшественники по сравнению со злаковыми повышают урожай последующей зерновой культуры на 2—3 ц/га, что эквивалентно избытку усвоенного азота 6—10 кг/га. Таким образом, однолетние зерновые бобовые культуры не обогащают почву азотом, но они меньше, чем зерновые злаковые, ее истощают.

Высокопродуктивные плантации многолетних бобовых трав, таких как люцерна, клевер луговой, с урожайностью 100—140 ц сена с 1 га после укоса действительно оставляют в почве до 130 кг азота на 1 га, т. е. больше, чем используют его из почвы за вегетацию. Какова причина «биологической нерациональности» использования растениями этого ценного элемента?

Дело в различных эволюционно-генетических задачах видов. Если у однолетних культур онтогенез кончается осенью 1-го года, то многолетние культуры должны обеспечить себя элементами питания для успешной перезимовки и весеннего отрастания. Запасать к зиме питательные вещества, в том числе азот, в корневой системе — биологическая необходимость многолетних трав. И они запасают их. Содержание азота в корнях люцерны 2—3-го года жизни перед уходом в зиму составляет до 1,5 %, а общее количество его доходит до 120—130 кг/га. Это биологический «золотой фонд» вида, а человек, запахивая плантацию, изымает его и передает другим культурам. Такого количества азота хватит на прибавку урожая зерна пшеницы 25—30 ц/га за период последствия.

Плантации многолетних бобовых трав, дающие 50—60 ц сена на 1 га, используют из почвы значительно больше азота, чем оставляют с корневыми и пожнивными остатками, а низкоурожайные плантации (20—30 ц/га) чистых посевов бобовых культур и бобово-злаковых травосмесей истощают почву азотом так же, как и зерновые бобовые со средними урожаями семян.

Задача дальнейших исследований по этому разделу заключается в том, чтобы изучить динамику накопления симбиотически фиксированного азота воздуха в онтогенезе, распределение его по органам, условия симбиоза для максимальной биологической азотфиксации и обосновать оптимальную структуру посевных площадей с участием многолетних бобовых трав для сохранения плодородия почвы, повышения урожайности полевых культур при минимальном использовании минеральных азотных удобрений в севообороте.

Второе направление — создание специфичных вирулентных активных экологически приспособленных штаммов клубеньковых бактерий и разработка приемов их применения — включает 3 основных раздела.

1. Методы определения специфичности, вирулентности и активности штаммов. Сюда же можно отнести работы по идентификации видов ризобий и изучению способов инфицирования растений, поскольку без такого рода знаний невозможно создание новых более активных штаммов. Особенно широко исследования в этой области проводились в первой половине XX в., однако и сейчас еще не решен ряд важных проблем — экологическая и сортовая специфичность, надежные критерии быстрой оценки активности штамма, повышение вирулентности активных штаммов.

2. Создание препаратов клубеньковых бактерий и методов их применения. Жидкий препарат клубеньковых бактерий нетранспортабелен, мало пригоден для хранения и, как правило, используется для проведения лабораторных и вегетационных опытов. Для промышленного применения был создан препарат на основе стерилизованной почвы — нитрагин. Он удовлетворял основным технологическим требованиям, однако для его приготовления использовалась большая масса почвы. На смену ему пришел препарат на основе молотого стерилизованного торфа — ризоторфин (в ЧССР — ризобин). Масса гектарной порции его вместе с упаковкой стала вчетверо меньше массы поллитровой бутылки с нитрагином. Этот препарат более транспортабелен, удобнее при обработке семян, но его титр при хранении падает, а срок годности не более полугода.

Необходимо разработать такой препарат, в котором титр клеток поддерживался бы на необходимом уровне не менее чем 1,5—2 года, а по удобству транспортировки и хранения был бы не менее технологичен, чем ризоторфин.

Предпосевная обработка семян ризобиями также технологически слабо отработана. В хозяйствах в большинстве случаев используют ручную обработку семян на брезенте, реже в этих целях применяют машины для протравливания семян. Специальной техники для инокуляции семян мелкосеменных и крупносеменных бобовых культур нет. Это в значительной степени сдерживает применение бактериальных препаратов.

Изучались различные методы почвенного применения ризобий, однако их технология до конца не разработана и не получила промышленного применения.

Недостаточные активность и результативность исследований в области создания бактериальных препаратов и методов их применения обусловлены, на наш взгляд, низкой эффективностью инокуляции семян, а следовательно, и малым спросом производства на инокуляты. Это, в свою очередь, объясняется тем, что инокуляты для наиболее распространенных бобовых культур производятся на базе старых малоактивных штаммов. Инокуляция семян бывает весьма эффективной лишь в тех случаях, когда культура интродуцируется в данном районе впервые и в естественных фитоценозах нет видов данного рода (например, люпин, соя и некоторые другие культуры).

Нередко инокуляция широко распространенных культур бывает эффективнее, если перед посевом проведена глубокая химическая мелиорация, в результате которой произошел значительный сдвиг рН почвенного раствора, например, с 3,8 до 6,3.

3. Селекция активных штаммов ризобий — одна из важнейших задач в области симбиотической азотфиксации. Есть предпосылки, что благодаря использованию метода генной инженерии и других современных методов селекции удастся создать штаммы для различных бобовых культур, обладающих симбиотической азотфиксацией, в 1,5—2 раза превосходящей спонтанные и существующие селекционные штаммы.

Такие работы ведутся в настоящее время во многих научно-исследовательских учреждениях мира. Важно добиться того, чтобы штамм об-

ладал широким экологическим спектром и один завод мог бы обслуживать несколько почвенно-климатических зон. В то же время для резко различных экосистем, таких как Заполярье, зона умеренного климата, южные районы Средней Азии, по-видимому, нужны свои штаммы даже для одной и той же культуры.

Третье направление — селекция бобовых культур на повышенную симбиотическую активность. Ранее при создании сортов селекционеры не принимали в расчет размеры и активность симбиотического аппарата и сорта не оценивались по этим показателям.

Задача состоит в том, чтобы разработать методы быстрой оценки симбиотической активности линии или формы, размножить найденный генотип с использованием метода культуры ткани и включить его в селекционный процесс для создания сорта с повышенной симбиотической активностью. Наиболее эффективной, по-видимому, будет параллельная селекция макро- и микросимбионтов как единой симбиотической системы для определенных экологических условий.

Нами в 1981 г. разработана модель северного экотипа сои с большим и активным симбиотическим аппаратом. В соответствии с моделью ведется работа в Лаборатории растениеводства ТСХА, на Рязанской сельскохозяйственной опытной станции и начата в Калужском филиале ТСХА по созданию такого сорта. Уже получены формы, готовые к передаче для госсортоиспытания.

Впервые разработана также модель сорта небуреющей чечевицы с активным симбиотическим аппаратом. Первая форма небуреющей тарелочной чечевицы передана в госсортоиспытание.

Начата селекция на повышенную симбиотическую активность донника, люцерны, клевера ползучего.

Серьезные успехи в селекции люцерны на повышенную азотфиксирующую активность достигнуты в Ставропольском научно-исследовательском институте сельского хозяйства.

Четвертое направление — изучение потенциальных возможностей актиноризного симбиоза, разработка приемов его активизации и создание новых симбиотических систем. Исследование симбиоза небобового растения с эндифитом проводится давно. Известно более 200 таких симбиотических систем. Необходимо изучить условия активного симбиоза и разработать приемы, обеспечивающие реализацию потенциальной азотфиксирующей активности.

Одна из наиболее важных и перспективных задач этого направления — создание новых симбиотических систем полевых культур с эндифитом, которые обеспечивали бы потребность растений в азоте за счет симбиотической фиксации его из воздуха. Решение данной проблемы зависит от успехов в разработке методов генной инженерии, введения *nif*-гена в геном растения, не способного к симбиозу.

Пятое направление — раскрытие механизма биологической азотфиксации и моделирование этого процесса для разработки технического аналога восстановления азота воздуха. Направление включает ряд разделов, основные из них — биохимия и взаимосвязь ферментных систем, этапы активизации и связывания молекулярного азота, энергетика биологической азотфиксации. По всем этим разделам ведутся активные исследования в нашей стране и за рубежом. Раскрытие механизма биологической азотфиксации позволит эффективнее вмешиваться в его результативность, возможно, укажет пути изменения технологического процесса при технической фиксации азота воздуха.

Все изложенное выше позволяет заключить, что проблема активизации симбиотической фиксации азота воздуха весьма многопланова. Для ее решения требуется объединение усилий ученых разных профилей: микробиологов, растениеводов, генетиков, селекционеров, физиологов, агрохимиков, почвоведов, климатологов, биохимиков, математиков, физиков, химиков и специалистов других отраслей наук. Наиболее важной задачей исследователей на современном этапе является разработка

новых, более надежных эффективных методов исследований, координация научного поиска по всем этим направлениям науки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреева И. Н. Структурно-функциональная организация взаимоотношений растительной клетки и эндофита в клубеньках бобовых и небобовых (актиноризных) растений. — Автореф. докт. дис. — М., 1986. — 2. Вавилов П. П., Посыпанов в Г. С. Бобовые, азот и проблема белка. — Вестн. с.-х. науки, 1978, вып. 9, с. 44—56. — 3. Вавилов П. П., Посыпанов в Г. С. Бобовые культуры и проблема растительного белка. — М.: Россельхозиздат. 1983. — 4. Доросинский Л. М. Повышение продуктивности бобовых культур и улучшение их качества. — В кн.: Минерал, и биолог, азот в земледелии СССР. — М.: Наука, 1985, с. 142—150. — 5. Кореньков Д. А. Пути повышения эффективности азотных удобрений. — В кн.: Минерал, и биолог, азот в земледелии СССР. — М.: Наука, 1985, с. 51—58. — 6. Лебедев Е. М. Возможные экологические последствия избыточного применения азотных удобрений. — В кн.: Минерал, и биолог, азот в земледелии СССР. — М.: Наука, 1985, с. 41—48. — 7. Мильто Н. И. Клубеньковые бактерии и продуктивность бобовых растений. — Минск: Наука и техника, 1982. — 8. Мишустин Е. Н., Шильникова В. К. Биологическая фиксация атмосферного азота. — М.: Наука, 1968. — 9. Мишустин Е. Н., Шильникова В. К. Клубеньковые бактерии и инокуляционный процесс. — М.: Наука, 1973. — 10. Мишустин Е. Н., Черепков Н. И. Биологический азот в земледелии СССР. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1976, №3, с. 325—343. — 11. Мишустин Е. Н., Черепков Н. И. Биологический азот как источник белка и удобрений. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1979, № 5, с. 656—676. — 12. Мишустин Е. Н., Круговорот азота и его соединений в природе. — В кн.: Роль микроорганизмов в круговороте газов в природе. — М.: Наука, 1979. — 13. Мишустин Е. Н., Лебедев Е. М., Черепков Н. И. Интенсификация химизации в земледелии и охрана природы. — В кн.: Охрана природы и применение химических средств в сельском и лесном хозяйстве. — Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1981, с. 734. — 14. Мишустин Е. Н., Лебедев Е. М., Черепков Н. И. Возможные экологические последствия нера-

ционального применения азотных минеральных удобрений. — В кн.: Экологические последствия применения агрохимикатов (удобрения). Тез. докл. Всесоюз. раб. совет. по междунар. программе ЮНЕСКО «Человек и биосфера», проект 9а. — Пушкино, 1982, с. 4. — 15. Мишустин Е. Н. Азотный баланс в почвах СССР. — В кн.: Минерал, и биолог, азот в земледелии СССР. — М.: Наука, 1985, с. 3—11. — 16. Найдин П. Г. Потребность земледелия Советского Союза в минеральных удобрениях на перспективу и очередные задачи географической сети опытов с удобрениями. — Т. ВИЦА, 1962, вып. 6, с. 1—21. — 17. Посыпанов Г. С., Кошкин Е. П. Биологические азотфиксирующие системы. — Сельск. хоз-во за рубежом, 1978, № 10, с. 7—9; № 11, с. 2—5. — 18. Посыпанов Г. С. Белковая продуктивность бобовых культур при симбиотрофном и автотрофном типах питания азотом. — Автореф. докт. дис. — Л., 1983. — 19. Посыпанов Г. С. Азотфиксация бобовых культур в зависимости от почвенно-климатических условий. — В кн.: Минерал, и биолог, азот в земледелии СССР. — М.: Наука, 1985, с. 85—84. — 20. Прянишников Д. Н. Азот в жизни растений и в земледелии СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945. — 21. Сегетова В. Энергетический баланс в растениеводстве. — Обзор Агринф., ИНТИСХ. — Прага, 1983. — 22. СССР в цифрах в 1978 г. — М.: Финансы и статистика, 1979. — 23. Струнников В. А., Урываева И. В., Бродский В. Я. Двухмутационная гипотеза канцерогенеза и защитное значение полиплоидии соматических клеток. — Докл. АН СССР, 1982, т. 204, № 5, с. 1246. — 24. Трепачев Е. П. Значение биологического и минерального азота в проблеме белка. — В кн.: Минерал, и биолог, азот в земледелии СССР. — М.: Наука, 1985, с. 27—37. — 25. Умаров М. М., Курякова Н. Г., Садыков В. Ф. Азотфиксация в ассоциациях микроорганизмов с растениями. — В кн.: Минерал, и биолог, азот в земледелии СССР. — М.: Наука, 1985, с. 205—213. — 26. Финансы и статистика. — М., 1986.

Статья поступила 24 мая 1988 г.

SUMMARY

At present symbiotic nitrogen fixation by legume crops in the USSR makes up about 530 thousand tons, but in the nearest future it may be increased up to 9 mln tons.

The main lines of research into symbiotic nitrogen fixation are: 1 — determining the parameters of the main environmental factors which are optimal for realization of potential symbiotic nitrogen fixing activity; 2 — development of specific virulent active ecologically adapted strains of nodule bacteria and of the methods of their application; 3 — selection of legume crops for higher symbiotic activity; 4 — studying potentialities of symbiosis, developing the methods for its activation and creating new symbiotic systems; 5 — explaining the mechanism of biological nitrogen fixation and modelling of this process in order to develop the technical analog of atmospheric nitrogen recovery.